动物学研究 2002, Oct. 23 (5): 419~425 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综 述

昆虫求偶鸣曲的行为特征与功能及其生态学意义

长有德，康 乐[1]
(中国科学院动物研究所，农业虫鼠害综合治理国家重点实验室，北京 100080)

摘要：以直翅目昆虫为重点，从鸣曲器官的结构特征与鸣曲机理、求偶鸣曲的定位及其精度、求偶鸣曲的适度调节、求偶鸣曲的结构参数及其生物学意义、受体对求偶鸣曲的反应与识别五个方面对昆虫求偶鸣曲的行为特征与功能作了综述。在此基础上，从求偶鸣曲的遗传与进化、求偶鸣曲与自然选择和性选择、求偶鸣曲与物种的分化和进化三个角度探讨了求偶鸣曲的生态学意义，并展望了该领域未来的发展趋势和研究方向。

关键词：昆虫；求偶鸣曲；行为特征与功能；自然选择；性选择
中图分类号：Q969.26；Q958.12；Q111.2 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2002)05-0419-07

Characteristics and Function of Courtship Song of Insects and Its Ecological Significances

CHANG You-de, KANG Le
(*Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China*)

Abstract: The present paper overviewed the characteristics and function of courtship song in insects, especially Orthoptera and particularly emphasizing on the structure of calling organ and its calling mechanism, courtship calling orientation and its accuracy, individually appropriate adjust of courtship song under certain situation, acoustic parameters and their biological significances, and reaction and recognition to courtship song of receptor. On the base of this overview, the ecological significances of courtship song were discussed from the perspective of natural and sexual selection and speciation resulting from courtship song and its evolution. Finally, the progressing tendency of this scientific field was prospected.

Key words: Insect; Courtship song; Characteristics and function; Natural and sexual selection

求偶鸣曲行为是许多动物类群所具有的特殊生物学特性，亦是动物个体间实现信息传递的主要方式之一。部分昆虫类群特别是直翅目的求偶鸣曲行为十分显著，以其物种特异性、承载信息的丰富和复杂性、信息传递的快速准确有效性及信息受体易于感知、识别和整合性，在昆虫复杂多变的生活环境和激烈的生存竞争中有着十分重要的生物生态学意义。有关昆虫求偶鸣曲行为特征的研究虽然起步较早，但由于研究手段的限制，早期研究大多停留在描述性水平。80年代之后，随着与计算机相结合的昆虫鸣曲的录制与追踪记录、计算机模拟与回放、鸣曲结构特征的自动分析等技术相继问世与应用推广，以及与鸣曲行为相结合的神经生理学和分子生物学技术的逐步引入，昆虫求偶鸣曲行为特征的研究从深度和广度上得到突破性进展。本文以直翅目类群为重点，对昆虫求偶鸣曲的行为特征与功能及其生态学意义作一综述，以期推动国内昆虫鸣曲行为生态学的深入发展。

收稿日期：2001-10-08；接受日期：2002-07-12
基金项目：中国科学院知识创新工程项目（KSCX 2-1-02-02）
1. 通迅作者，E-mail：lkang@panda.ioz.ac.cn

1 求偶鸣曲的行为特征与功能

昆虫求偶鸣曲的行为特征与功能研究涉及鸣曲器官结构特征与鸣曲机理、鸣曲定位及其精度、鸣曲的声谱结构特征与各组分所表达的生物学信息、受体对鸣曲的反应与识别等内容。

1.1 鸣曲器官的结构特征与鸣曲机理

特定昆虫类群的鸣曲器官结构特征与鸣曲机理不尽相同。螽斯类一般左翅在右翅上方相互摩擦鸣曲。如短翅鸣螽（*Gampsocleis gratiosa*）前后翅闭合运动时，左翅腹面的音挫与右翅内缘的刮器相互摩擦而发声（Shen & Tang，1991）。蟋蟀类一般则是右翅在左翅上方相互摩擦鸣曲，翅亚缘的毛板防止摩擦时两翅相互错位，两翅的人为反向可中断鸣曲。如双斑蟋（*Gryllus bimaculatus*）右翅腹面的音挫与左翅后缘的刮器相互摩擦而发声，雄虫前翅部分还特化成膜，膜振动能动将声音放大（陈道海等，2002）。蝗虫的鸣曲有七种类型，前翅－后足股节型、前翅－后足胫节型、后翅－前翅型、后足股节－前翅型、后足股节－后翅型、后翅－后足型、腹部－后足股节型，鸣器结构在种类间存在很大差异（Xia *et al*.，1994）。身体纤细的脉翅目昆虫，由后腹部与附着基质相摩擦发出低频振动鸣曲（Henry，1980）。有些种类还可构建特殊洞穴，借此调节鸣曲组分特征，增强对雌虫的吸引力（Hill，1998；Hill & Shadley，1998）。

近年来，一些学者试图从神经生理学水平研究昆虫的鸣曲机制与识别机理（Stout *et al*.，1997，1998；Wenzel & Hedwig，1999）。昆虫脑部的药物微注射实验发现，乙酰胆碱和胆碱可引发具有物种特异性的炫耀、竞争和求偶鸣曲，尼古丁使鸣曲延迟，毒蝇蕈碱使鸣曲得以持续，这种由药物引发的炫耀、竞争和求偶鸣曲的转化程序与自然个体的鸣曲行为是十分一致的（Wenzel & Hedwig，1999），而且还发现 L_3 神经元和前胸神经节参与雌性对鸣曲的识别（Stout *et al*.，1997）。

1.2 求偶鸣曲的定位及其精度

通过鸣曲定位，昆虫可准确而快速地确定异性个体的位置，并及时而迅速找到异性个体，进而实现交配。昆虫体型小，栖境复杂，因而其鸣曲定位机制十分复杂而特殊。雄性左右足可发出具有不同传播特征的求偶鸣曲，正对雌性的优势足发出两倍于非优势足的鸣曲强度，雌性借此判断雄性的方向与位置（Michelsen & Elsner，1999）。声音强度随传播距离而衰减的速度较声相随传播距离而衰减的速度快，当雌性对声音强度线索不敏感时，可利用声相线索弥补和强化鸣曲定位效果，这种定位机制是昆虫对复杂生境和小型身体的一种适应（Michelsen & Rohrseit，1995，1997）。

双斑蟋（*Gryllus bimaculatus*）能正确判断鸣曲的最小侧向角为18度。将消声场内趋声行走参数化，可测出短翅鸣螽（*Deracantha onos*）雌性对求偶鸣曲的定向精度小于3度（Shen & Guan，1986）。可见，鸣曲昆虫为适应自身特点、复杂生境与激烈的生存竞争，采取复杂而精细的定位机制，定向精度亦十分精确。

1.3 求偶鸣曲的适度调节

求偶鸣曲声谱结构在物种甚至种群水平上存在显著特异性，甚至在种及种群内不同个体间仍存在一定的差异（Eiriksson，1992），这也是昆虫通过鸣曲吸引异性并表达和传递自身身体状况的基础。此外，鸣曲还随时间、温度、年龄、体重、雄性竞争（Ciceran *et al*.，1994；Eiriksson，1992）、季节（Ritchie & Gleason，1995）、营养水平与饲养条件（Wagner & Hoback，1999）、性别角色逆转（Ritchie *et al*.，1998）等因素而进行适度调节。晨曲脉冲速率快，脉冲组时域短；鸣曲脉冲速率与温度正相关，而脉冲组间隔和脉冲组时域与温度负相关；隔离状态下的鸣曲组间隔较群体时长（Ciceran *et al*.，1994）。北美普来里草原蝼蛄（*Gryllotalpe major*）雄性随雄性竞争强度与雌性的可获得性，可适度调节鸣曲特征，雌性则选择性地对近邻雄性鸣曲加以反应（Hill，1998）。当附近有其他雄性个体时，为了及时听取竞争雄性的鸣叫，同时也能及时得到雌性的回应，主导雄性鸣曲变得短而快速；但总的鸣叫时间却基本一致，说明雄性可能通过增加鸣叫次数来补偿鸣叫时间的不足（Eiriksson，1992）。不同营养水平饲养的雄性鸣曲的脉冲组速率和鸣曲组时域亦明显不同（Wagner & Hoback，1999）。有些昆虫鸣器随季节而消退，鸣曲特征随季节而发生相应变化，指示着雄性年龄状况，雌性借此选择年轻雄性（Crnokrak & Roff，1998）。螽斯在生殖中呈现性别角色逆转现象，雄性交配时产生约占身体20%～40%的营养性精包，供雌性取食而在交配中得以补充营养。这种性别角色逆转对求偶鸣曲行为的作用表现在雄性鸣叫减少，强度也大

大降低（Ritchie *et al*., 1998）。

1.4 求偶鸣曲的结构参数及其生物学意义

已有专门的声谱自动分析软件分析昆虫鸣曲的结构特征（Smith, 1995; Beeman, 1996; Tauber & Pener, 2000）。有一种监测任何发声动物声信号时间特征的计算机软件，可同时处理256个样本，用于研究鸣曲的时间特征、个体间的鸣曲变异与识别和与声信号有关的交配偏向性及交配成功率等（Bertrarn & Luke, 1998）。近来，利用新技术将声谱自动分段并局部处理，利用语言自动识别技术对这些分区进行识别和分类，从而准确快速地比较鸣曲间的相似性（Kogan & Margoliash, 1998）。少数学者已把这一技术应用于鸟类（Nowicki & Nelson, 1990）和哺乳类，如蝙蝠（Kanwal *et al*., 1994; Esser *et al*., 1997）。Tchernichovski *et al*.（2000）利用现代光谱分析原理，将声谱结构参数化，并逐步降参，开发出一种自动测定两种或多种鸣曲结构相似性的应用程序，可用于分析模拟鸣曲的准确性（如鸣曲的学习行为）、鸣曲的发育与地理变异，以及同一个体的多次鸣叫等，这一研究成果在鸟类鸣曲研究中已得到应用，效果良好。

在昆虫，特别是果蝇（*Drosophila teissiert*）求偶鸣曲声谱结构的特征分析中，采用的参数多达23种，并对各参数已作过严格定义，但大部分参数的生物学意义还尚不清楚（Paillette *et al*., 1997）。直翅目类群中常采用的参数有10余种，鸣曲组脉冲数（number of pulse per chirp）、鸣曲组时域（chirp period）、鸣曲组间隔（chirp interval）、载频（carrier frequency）、脉冲时域（pulse period）、脉冲速率（pulse rate）及鸣曲组速率（chirp rate）等（Benedix & Howard, 1991; Olvido & Mousseau, 1995; Veech *et al*., 1996; Mousseau & Howard 1998; Crnokrak & Roff, 1998）。鸣曲不管是基质传播还是空气传播均有频率特征和时间特征。频率特征较稳定，传递的信息量较为有限；而时间特征多组分且多变化，传递和表达的信息丰富而复杂。鸣曲器官的大小与结构直接影响鸣曲频率，因此频率特征通常与身体大小直接有关（Forrest, 1983）。

“求偶鸣曲信息传递”假设认为：求偶鸣曲作为吸引异性的交配信号，可表达和传递身体质量优劣等相关信息，异性通过鸣曲判断对方优劣，最后决策接受还是拒绝与之交配。这一观点在昆虫求偶鸣曲行为特征研究中十分流行，而且越来越多的研究结果不断支持这一观点。黑角树蟋（*Oecanthus nigericorni*）雌性通过鸣曲判断雄性的身体大小，从而间接评估雄性的身体质量优劣（Brown *et al*., 1996）。实际上，身体大小是黑角树蟋雄性飞翔中成功到达雌虫所在位置的决定性因素，而且大型个体交配时提供的能量更多，能提高雌性的产卵量（Brown *et al*., 1996）。大型雄性鸣曲组脉冲数多，这一信号是指示雄性身体大小的信息。鸣曲回放实验表明，雌性偏向于选择大型雄性和脉冲数更多的求偶鸣曲（Gray, 1997）。黑侧草螽（*Conocephalus nigropleurum*）求偶鸣曲的脉冲间隔与雄性体重负相关，当改变脉冲间隔时，雌性亦更趋向于大型雄性鸣曲（Luca & Morris, 1998）。雄性鸣曲器官随季节性消退，随之而带来的鸣曲特征的季节性变化指示雄性的衰老程度，雌性据此选择年轻雄性（Crnokrak & Roff, 1998）。求偶鸣叫时，如果鸣曲的特殊组分被天敌所利用，那么这对物种本身而言是十分不利的。雌性对鸣曲的嗜好与天敌趋同（Zuk *et al*., 1998）或趋异，说明这些鸣曲结构组分表达了雄性身体的某些特殊状况。种内鸣曲器官的两型如长翅型和短翅型，造成鸣曲声谱结构的显著不同，两者吸引异性和成功交配亦有显著差异（Crnokrak & Roff, 1998）。昆虫求偶鸣曲具有显著的物种特异性，特定组分在不同类群中表达的信息不尽相同，并且组分间还可相互组合使表达的信息更加复杂化；因此，在鸣曲声谱结构与功能研究中，选取特定组分在不同特定类群间进行对比研究是十分重要的。虽然大多数研究支持上述假说，但仍有许多鸣曲行为传递的信息含义目前尚不十分清楚；此外，还有少数研究得出了不尽一致的结论。说明鸣曲行为是一个十分复杂的行为系统，其承载和传递的生物学信息是十分丰富和复杂的，不可简而视之。

1.5 受体对求偶鸣曲的反应与识别

在求偶鸣曲反应特征研究中，一些学者根据不同的试验目的设计出一些简单而有效的试验装置。常用的“T”型二选择器，可方便对比研究雌虫对异种或同种不同身体状况雄性，或正常与人为致残雄性鸣曲的反应特征。“T”型改进后的“Y”型二选择器，两端背自由旋转，可不断调节声源及强度（Crnokrak & Roff, 1998）。运动补偿器（locomotor-compencator device）可测定雌性的鸣曲偏向性（song preference）（Hedrink & Weber, 1998）。Kugel

treadmill-type 装置，可用于研究不同年龄阶段的雌虫对雄性鸣曲的趋声特征差异（Prosser *et al*., 1997）。用专门的声信号处理软件（Smith, 1995; Beeman, 1996），自行合成具有一定特征参数的雄性鸣曲，或对已录制贮存的雄性鸣曲加以特征参数的人为修改（Henry *et al*., 1999; Roff *et al*., 1999），然后 A/D 转换后进行鸣曲回放，可研究鸣曲中特定组分所传递的生物学信息和受体对鸣曲的反应特征等。鸣曲的计算机模拟与回放，以其重复性强、易于操作、机动灵活且省事省时等特点，已成为昆虫求偶鸣曲反映与识别研究中不可缺少和替代的最得力手段。

露螽（Phaneropterinae）和螽斯（Tettigoniinae）两亚科部分种类的求偶鸣曲呈现二重奏，进行双向通讯，雄性"chirp"之后，稍作延迟，雌性以极短的"click"回应，雌性回应只有落在雄性鸣叫后的最敏感时段，才能启动雄性的趋声运动（Robinson *et al*., 1986; Heller & Helversen, 1986; Dobler *et al*., 1994），这一敏感时段具有物种特异性（Heller & Helversen, 1986）。雄性求偶鸣叫起始不同时，雌性则倾向于选择领导性雄性，而且仅在一定时间间隔内发生，长于此间隔，雌性则不表现趋声运动，这一行为称为"优先效应"（precedence effect），亦称"心理声效应"（psychoacoustic effect），在求偶鸣曲的协同进化中起着重要作用（Minckley & Greenfield, 1995）。黑条钩螽（*Ancistrura nigrovittata*）雌性的鸣曲反应依赖于音节群和末尾音节：音节群时域、音节群音节数等参数在雌性鸣曲识别中有着重要作用，当音节数可变时，雌性的鸣曲反应还依赖于音节群间隔，雌性只有在末尾音节后的一定时段内才有反应；而雄性鸣曲以其特有的末尾隔离脉冲，激活雌性的趋声反应（Dobler *et al*., 1994）。雌性的鸣曲反应具有一定的频率阈值，只有一定频率的鸣曲才能引起雌性的鸣曲反应（Tauber & Pener, 2000）。优势脉冲与听器的最低阈值相一致。最初的脉冲强度低，暗示雄虫仍较远，雌性对其加以忽略。雌性的鸣曲反应依赖于音节组，末尾音节组的精细度启动雌虫的鸣曲反应（Dobler *et al*., 1994）。能引起雌性鸣曲反应的最低频率、脉冲时程及脉冲间隔，与鸣曲的优势频率是一致的，脉冲的顺序和方向不影响雌性的鸣曲反应。计算机模拟回放中增加最低脉冲数，并不提高雌虫趋声反应的可能性和倾向性。澳大利亚蟋蟀（*Elephantodeta nobilis*）还具有鸣曲卫星行为（acoustic satellite behavior）。在主导雄性鸣曲的特定时段常出现另一雄性卫星鸣曲的介入，降低主导雄性卫星鸣曲强度，增强雌性的鸣曲反应，但雌性仍优先选择主导雄性（Bailey & Field, 2000）。

2 求偶鸣曲的遗传与进化及其生态学意义

2.1 求偶鸣曲的遗传与进化

截止目前，已研究的鸣曲昆虫类群多达 20 多个目（Shaw *et al*., 1990），但研究最多且较为深入的有直翅目（Otte, 1992）、双翅目（Costa *et al*., 2000; Colegrave *et al*., 2000）、同翅目（Claridge *et al*., 1999）及脉翅目（Henry, 1979, 1980; Henry *et al*., 1999）等。双翅目昆虫特别是果蝇类群被作为求偶鸣曲遗传学的经典材料而得以深入研究。直翅目蟋蟀和螽斯类群求偶鸣曲行为和与之相关的交配行为非常显著，室内饲养技术较为成熟，长期以来就作为昆虫求偶鸣曲行为研究的模式材料。绝大多数蝗虫种类求偶鸣曲行为亦十分显著，但在鸣曲时需要开阔空间且作飞翔运动时才能实现，加之对绝大多数物种的人工饲养技术尚未突破，特别是蝗蝻的跨代饲养难度较大，因而有关蝗虫求偶鸣曲行为特征研究的资料目前并不很多，少数也仅在野外自然生境中进行。

少数学者试图建立特定昆虫类群的鸣曲库（Otte, 1992; Rentz, 1996）。在过去的 20 多年里，Walker、Alexander 和 Otte 对北美、澳大利亚、非洲和太平洋各岛屿及加勒比地区约 700 余种蟋蟀的鸣曲进行了录制，并对大部分种类的声谱结构特征作了分析，从而为直翅目昆虫求偶鸣曲行为特征及鸣曲的遗传与进化研究奠定了坚实基础（Otte, 1992）。

昆虫求偶鸣曲的遗传与进化主要是针对其在物种的识别、生殖隔离、近缘种区别、杂交带特征、物种的分化和进化中的作用而得以充分研究的。具有共同祖先的相关物种的许多特征具有一定的相似性，但求偶鸣曲是个例外。即使异源（allopatric）和异时（allochronic）物种，求偶鸣曲具有一定的相似性（Henry & Wells, 1990），但雌性对姐妹种甚至异域种群雄性求偶鸣曲的反应特征却显著不同，种及种群间 mtDNA 的 CoⅡ和 ND2 序列亦存在显著差异。因而 Henry *et al*.（1999）得出结论，认为鸣曲在异域物种或种群间存在趋同进化。广布

种的鸣曲声谱结构随分布区域还呈现典型的连续变异，而且这种变异是由多基因控制的（Butlin & Hewitt，1986；Hedrick，1988；Webb & Roff，1992）。遗传漂变引起物种的鸣曲变异（Roff *et al.*，1999）。杂交带中杂交体的求偶鸣曲结构兼具双亲特征，说明求偶鸣曲是具有一定遗传基础的（Mousseau & Howard，1998）。但是杂交带中杂交体数量远少于期望概率，这是由精子竞争而不是求偶鸣曲差异造成的（Doherty & Howard，1996）。

2.2 求偶鸣曲与自然选择和性选择

雄性竞争和雌性吸引是达尔文性选择理论的两个方面，但他并没有解释性选择的作用机制。后来，Fisher 和 Trivers 理论对此作了补充，前者指出，建立在主动选择基础之上的性选择导致性二型；后者则指出，生殖中不能获益的雌性通过选择具有优质基因的雄性进行交配，弥补其在生殖中的利益损失。求偶鸣曲行为特征是发声昆虫典型的性二型特征。雄性间通过鸣曲进行相互干扰与排斥，雌性通过鸣曲判断和评估雄性的优劣，提高繁殖能力。因此求偶鸣曲行为特征在性选择中承受双重选择压力，是性选择理论研究的理想模型，逐步引起进化生物学家和行为生态学家的注意与兴趣。有些学者通过研究求偶鸣曲行为对交配成功率和雌性生殖力的影响，来间接估计求偶鸣曲行为的性选择强度，发现在没有其他形式的性刺激时，雌雄的交配成功率及子代生活力与雄性求偶鸣曲结构特征明显相关（Aspi & Hoikkala，1995）。鸣曲亦被天敌所利用，进而被寄生或捕食，引起性选择与自然选择之间的冲突（Lehmann & Heller，1998）。在昆虫与天敌作用系统中，当天敌与雌性所嗜好的雄性求偶鸣曲组分不同时，鸣曲行为承受自然选择与性选择的分化性选择（Crnokrak & Roff，1998）；而天敌和雌性所嗜好的求偶鸣曲结构组分相同时，鸣曲行为承受自然选择和性选择的趋同性选择（Wagner，1996）。雌性对雄性求偶鸣曲的主动选择，导致雄性长翅型和短翅型的分化（Crnokrak & Roff，1998），从而为 Fisher 的性选择理论提供了有力证据。雌性和寄蝇（*Ormia ochracea*）对雄性鸣曲中单一鸣曲组的脉冲数有嗜好性，雌性对鸣曲起稳定选择作用，寄蝇则起干扰选择作用，两者间的平衡维持着鸣曲的高度遗传变异（Gray & Cade，1999）。有些类群的鸣曲呈现无音节和多音节分化，寄蝇（*Therobia leonidei*）易于识别多音节鸣曲，因而多音节种类被天敌寄生的机率远高于无音节种类，从而加速雄性鸣曲的进化与分化（Lehmann & Heller，1998）。

2.3 求偶鸣曲与物种的分化和进化

生殖隔离是物种独立存在的根本原因，物种的形成和分化是由于物种内在或外在的因素造成种群间长期而稳定的生殖隔离，从而促进亚种分化，最终导致新物种形成。昆虫求偶鸣曲具有显著的物种特异性（Jansson，1979；Otte，1994；Ingrisch，1995；Walker，1998；Shen & Guan，1986），是鸣曲昆虫种内识别和种间隔离的重要甚至是唯一手段，亦是物种间中断交配的主要屏障（Wells & Henry，1994；Doherty & Storz，1992）。脉翅目绿色草蛉部分类群中，鸣曲在物种或种群交配隔离中有着非常重要的作用，少数类群的求偶鸣曲行为已十分精细，雌雄间经长时间的识别后才能成功交配（Henry，1994）。杂交带中杂交个体交配时仍优先选择杂交个体的求偶鸣曲（Mousseau & Howard，1998），异域种群在交配中亦仍优先选择同种群求偶鸣曲，完成种群内交配（Doherty & Storz，1992）。求偶鸣曲在不同地理种群间的分化，加速种群隔离（Henry & Wells，1990），进而加速亚种的分化，促进新物种的形成。求偶鸣曲是雌雄间进行识别完成交配的主要通讯方式，亦是雄性表达自身状况及雌性对雄性进行识别与评估的有效手段，承受着很强的性选择压力，是推动鸣曲昆虫物种分化和进化的最积极因素之一。

3 结语与展望

昆虫求偶鸣曲及其与之相关的求偶行为是一个十分复杂的行为系统，承载和传递的生物学信息极为丰富和复杂。不同昆虫类群的鸣曲器官结构与鸣曲机理不尽相同，但各类群以其独特的鸣曲定位机制在求偶中准确定位异性个体，迅速接近并顺利实现交配。求偶鸣曲声谱结构在物种乃至种群水平上存在显著特异性，许多物种的求偶鸣曲结构及其相关的求偶行为十分精细，雌雄间经过充分识别后才能相互接受和实现交配。但求偶鸣曲在物种甚至地理种群内仍存在一定个体差异，这是由于虫体可随自身状况和外界条件而对求偶鸣曲进行适度调节，表达和传递自身质量状况的相关信息，增强对异性的吸引力，从而积极主动地适应复杂多变的生存环境和激烈的生存竞争。求偶鸣曲及与之相关的求偶

交配行为是由多基因控制的，是可以遗传的，在自然选择和性选择中承受着很强的选择压力，表现出趋同或趋异进化。求偶鸣曲是鸣曲昆虫雌雄间进行识别和实现交配的主要通讯手段，也是种内识别和种间隔离的重要甚至是唯一手段，从而推动物种分化和进化。

"求偶鸣曲信息传递"假说目前得到一些不同层次、不同角度的实验结果的支持，但是研究水平并不很高，证据也并不十分充分；而且，鸣曲中哪些组分表达和传递身体质量状况，雌性根据哪些组分进行鸣曲识别与信息整合，目前还知之甚少，这也是昆虫求偶鸣曲行为特征研究今后要深入探索的难点和热点。特别是，应用计算机人工模拟和自行合成具有一定特征参数的雄性鸣曲，或对已录制贮存的雄性鸣曲加以特征参数的人为修改后进行鸣曲回放，研究鸣曲中特定组分所传递的生物学信息、受体对特定组分的反应特征这一得天独厚的新兴技术，目前还尚未充分应用和深入展开。此技术以其很强的可操作性、重复性及省事省时性，在今后昆虫求偶鸣曲行为特征研究的热点和难点领域将发挥极大的推动作用。

参考文献：

Aspi J, Hoikkala A. 1995. Male mating success and survival in the field with respect to size and courtship song characters in *Drosophila* and *D. montana* (Diptera: Drosophilidae) [J]. *J. Insect Behav.*, **8** (1): 67-88.

Bailey W J, Field G. 2000. Acoustic satellite behavior in the Australia bushcricket *Elephantodeta nobilis* (Phaneropterinae: Tettigonidae: Orthoptera) [J]. *Anim. Behav.*, **59**: 361-369.

Beeman K. 1996. Signal/RTS: User's Guide [M]. Belmont, MA: Engineering Design.

Benedix J H Jr, Howard D J. 1991. Calling song displacement in a zone of overlap and hybridization [J]. *Evolution*, **45**: 1751-1759.

Bertram S, Luke J. 1998. An electronic technique for monitoring the temporal aspects of acoustic signals of acoustic signals of captive organisms [J]. *Bioacoustics*, **9** (2): 107-118.

Brown W D, Wideman J, Andradae M L B, *et al*. 1996. Female choice for an indicator of male size in the song of black-horned cricket, *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae) [J]. *Evolution*, **50** (6): 2400-2411.

Butlin R K, Hewitt G M. 1986. Heritability estimates for characters under sexual selection in the grasshopper, *Chorthippus brunneus* [J]. *Anim. Behav.*, **34**: 1256-1261.

Chen D H, Lin H F, Li J P, *et al*. 2002. Comparative analysis on the sounds acoustic property of *Gryllus bimaculatus* [J]. *Zool. Res.*, **23** (4): 288-295. [陈道海，林焕芳，李洁萍，等. 2002. 双斑蟋鸣声特征与行为关系的初步研究. 动物学研究, **23** (4): 288-295.]

Ciceran M, Murray A-M, Rowell G. 1994. Natural variation in the temporal patterning of calling song structure in the field cricket *Gryllus pennsylvanicus*, effects of temperature, age, mass, time of day, and nearest neighbour [J]. *Can. J. Zool.*, **72** (1): 38-42.

Claridge M F, Morgan J C, Mould M S. 1999. Substrate-transmitted acoustic signals of the primitive cicada, *Tettigarota orinita* Distant (Hemiptera, Cicadaoidea, Tettigarotidae) [J]. *J. Nat. Hist.*, **33** (12): 1831-1834.

Colegrave N, Hollocher H, Hinton K, *et al*. 2000. The courtship song of America *Drosophila melanogaster* [J]. *J. Evol. Biol.*, **13** (1): 143-150.

Costa C T A, Kuhn G C S, Sene F M. 2000. Low courtship song variation in south and southeastern Brazilian population of *Drosophila meridionalis* (Doptera, Drosophilidae) [J]. *Revista Brasileira Biology*, **60** (1): 53-61.

Crnokrak P, Roff D A. 1998. The genetic basis of the trade-off between calling and wing morph in males of the cricket, *Gryllus firmus* [J]. *Evolution*, **52** (4): 1111-1118.

Dobler S, Heller K-G, Helversen O von. 1994. Song pattern recognition and an auditory time window in the female bushcricket *Ancistrura nigrovittata* (Orthoptera: Phaneronteridae) [J]. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, **175** (1): 67-74.

Doherty J A, Howard D J. 1996. Lack of preference for conspecific calling songs in female crickets [J]. *Anim. Behav.*, **51**: 981-989.

Doherty J A, Storz M M. 1992. Calling song and selective phonotaxis in the field crickets, *Gryllus firmus* and *Gryllus pennsylvanicus* [J]. *J. Insect Behav.*, **5** (5): 555-569.

Eiriksson T. 1992. Density dependent song during in the grasshopper *Omocestus viridulus* [J]. *Behav.*, **122** (1-2): 121-132.

Esser K H, Condon C J, Suga N, *et al*. 1997. Syntax processing by auditory cortical neuronsin the FM-FM area of the mustached bat *Pteronotus parnellii* [J]. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **94**: 14019-14025.

Forrest T G. 1983. Calling songs and mate choice in mole crickets. In: Gwynne D T, Morris G K. Orthopteran Mating Systems [M]. Boulder, CO: Westview Press. 185-204.

Gray D A. 1997. Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males [J]. *Anim. Behav.*, **54** (6): 1553-1562.

Gray D A, Cade W H. 1999. Sex, death and genetic variation: Natural and sexual selection on cricket song [J]. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** (1420): 707-709.

Hedrick A. 1988. Female choice and the heritability of attractive male traits: An empirical study [J]. *Am. Nat.*, **132**: 267-276.

Hedrick A, Weber T. 1998. Variance in female responses to the fine structure of male song in the field cricket, *Gryllus integer* [J]. *Behav. Ecol.*, **9** (6): 582-591.

Heller K G, Helversen D von. 1986. Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: Species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**: 189-198.

Henry C S. 1979. Acoustic communication during courtship and mating in the green lacewing *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **72**: 68-79.

Henry C S. 1980. The importance of low-frequency, substrate-borne sounds in lacewing communication (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **73**: 617-621.

Henry C S. 1994. Singing and cryptic speciation in insects [J]. *Trends Ecol. Evol.*, **9**: 388-392.

Henry C S, Wells M L M. 1990. Geographical variation in the song of *Chrysoperla plorabunda* in North America (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **83**: 317-325.

Henry C S, Wells M L M, Simmon C M. 1999. Convergent evolution

of courtship songs among cryptic species of the *Camea* group of green lacewing (Neuroptera, Chrysopidae, Chrysoperla) [J]. *Evolution*, **53** (4): 1165 - 1179.

Hill P S M. 1998. Environmental and social influences on calling effort in the prairie mole cricket (*Gryllotalpa major*)[J]. *Behav. Ecol.*, **9** (1): 101 - 108.

Hill P S M, Shadley J R. 1998. Substrate vibration as a component of a calling [J]. *Am. Zool.*, **38** (5): 169A.

Ingrisch S. 1995. Evolution of the *Chorthippus biguttulus* group (Orthoptera, Acrididae) in the Alps, based on morphology and stridulation [J]. *Rev. Suisse Zool.*, **102**: 475 - 535.

Jansson A. 1979. Reproductive isolation and experimental hybridization between *Arctocorisa carinafa* and *A. germari* (Heteroptera, Corixidae) [J]. *Ann. Zool. Fenn.*, **16**: 89 - 104.

Kanwal J S, Matsumura S, Ohlemiller K, *et al*. 1994. Analysis of acoustic elements and syntax in communication sounds emitted by mustached bats [J]. *J. Acoust. Soc. Am.*, **96**: 1229 - 1254.

Kogan J A, Margoliash D. 1998. Automated recognition of bird song elements continuous recording using dynamic time warping of hidden Markov models: A comparative study [J]. *J. Acoust. Soc. Am.*, **103**: 2185 - 2196.

Lehmann G U C, Heller K-G. 1998. Bushcricket song structure and predation by the acoustically orienting parasiting fly *Therobia leonidei* (Diptera: Tachinidae: Ormiini)[J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **43** (4 - 5): 239 - 245.

Luca P A de, Morris G K. 1998. Courtship communication in meadow katydids: Female preference for large male vibrations [J]. *Behav.*, **135** (6): 777 - 793.

Michelsen A, Elsner N. 1999. Sound emission and the acoustic far field of a singing acridid grasshopper (*Omocestus viridulus* L.) [J]. *J. Exp. Biol.*, **202** (2): 1571 - 1577.

Michelsen A, Rohrseit K. 1995. Directional sound processing and interaural sound transmission in a small and a large grasshopper [J]. *J. Exp. Biol.*, **198**: 1817 - 1827.

Michelsen A, Rohrseit K. 1997. Sound localization in a habitat: An analytical approach to quantifying the degradation of directional cues [J]. *Bioacoustics*, **7** (4): 291 - 313.

Minckley R L, Greenfield M D. 1995. Psychoacoustics of female phonotaxis and the evolution of male signal interactions in Orthoptera [J]. *Ethol. Evol.*, **7** (3): 235 - 243.

Mousseau T A, Howard D J. 1998. Genetic variation in cricket calling song across a hybrid zone between two sibling species [J]. *Evolution*, **52**: 1104 - 1110.

Nowicki S, Nelson D. 1990. Defining natural categories in acoustic signals: Comparison of three methods applied to chick-a-dee' call notes [J]. *Ethology*, **86**: 89 - 101.

Olvido A E, Mousseau T A. 1995. Effect of rearing environment on calling-song plasticity in the striped ground cricket [J]. *Evolution*, **49**: 1271 - 1277.

Otte D. 1992. Evolution of cricket songs [J]. *J. Orthoptera Res.*, **1**: 25 - 49.

Otte D. 1994. The Crickets of Hawaii: Origin, Systematics and Evolution [M]. Philadelphia, PA: Orthopterist's Society.

Paillette M, Bizat N, Joly D. 1997. Differentiation of dialects and courtship strategies in allopatric populations of *Drosophila teissiert* [J]. *J. Insect Physiol.*, **43** (9): 809 - 814.

Prosser M R, Murray A-M, Cade W H. 1997. The influence of female age on phonotaxis during single and song presentations in the field cricket, *Gryllus integer* (Orthoptera: Gryllidae) [J]. *J. Insect Behav.*, **10** (4): 437 - 449.

Rentz R. 1996. Grasshopper Country: The Abundant Orthopteroid Insects of Australia [M]. Sydney: University of New South Press.

Ritchie M G, Gleason J M. 1995. Rapid evolution of courtship song pattern in *Drosophila willistoni* sibling species [J]. *J. Evol. Biol.*, **8**: 463 - 479.

Ritchie M G, Sunter D, Hockham L R. 1998. Behavioral components of sex role reversal in the tettigoniid bushcricket *Ephippiger ephippiger* [J]. *J. Insect Behav.*, **11** (4): 481 - 491.

Robinson D, Rheinlaender J, Hartley J C. 1986. Temporal parameters of male-female sound communication in *Leptophyes punctatissima* [J]. *Physiol. Entomol.*, **11**: 317 - 323.

Roff D A, Mousseau T A, Howard D J. 1999. Variation in genetic architecture of calling song among population of *Allonemobius socius*, *A. fasciatus*, and a hybrid population: Drift or selection [J]. *Evolution*, **53** (1): 216 - 224.

Shaw K C, Gailiart P L, Smith B. 1990. Acoustic behavior of *Amblycorypha parvipennis* (Orthoptera: Tettigoniidae) [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **83**: 617 - 625.

Shen J X, Guan L. 1986. Phonotaxis and accuracy of acoustic orientation in the bushcricket (*Deracantha onos*) [J]. *Acta Biophysica Sinica*, **2** (3): 252 - 256.

Shen J X, Tang H. 1991. A study of song characteristics and hearing of bushcricket *Gampsocleis gratiosa* [J]. *Acta Acoustica*, **16** (6): 459 - 466.

Smith G. 1995. Spike2 for Windows: User's Manual [M]. Cambridge: Cambridge Electronic Design Limited.

Stout J, Carlson N, Ramseier H B, *et al*. 1997. The L_3 neuron and an associated prothoracic network are involved in calling song recognition by female crickets [J]. *Invertebrate Neuroscience*, **3** (2 - 3): 145 - 153.

Stout J, Hao J, Coburn P, *et al*. 1998. Correlations of nicotinic receptor-like mRNA expression with excitory input into the behaviorally important L_1 and L_3 auditory interneurons of the cricket, *Acheta domesticus* [J]. *J. Exp. Zool.*, **281** (2): 109 - 123.

Tauber E, Pener M P. 2000. Song recognition in female bushcrickets *Phanerotera nana* [J]. *J. Exp. Biol.*, **203** (3): 597 - 603.

Tchernichovski O F, Nottebohm H C E, Pesaran B, *et al*. 2000. A procedure for an automated measurement of song similarity [J]. *Anim. Behav.*, **59** (6): 1167 - 1176.

Veech J A, Benedix J H Jr, Howard D J. 1996. Lack of calling song displacement between of two closely related ground crickets [J]. *Evolution*, **50**: 1982 - 1989.

Wagner W E Jr. 1996. Convergent song preferences between female field crickets and acoustically orienting parasitoid flies [J]. *Behav. Ecol.*, **7**: 279 - 285.

Wagner W E Jr, Hoback W W. 1999. Nutritional effects on male behavior in the variable field cricket [J]. *Anim. Behav.*, **57** (1): 89 - 95.

Walker T J. 1998. Trilling field crickets in a zone of overlap (Orthoptera: Gryllidae: *Gryllus*) [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **91** (2): 175 - 184.

Webb K L, Roff D A. 1992. The quantitative genetics of sound production in *Gryllus firmus* [J]. *Anim. Behav.*, **44**: 823 - 832.

Wells M M, Henry C S. 1994. Behavioral responses of hybrid lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to courtship songs [J]. *J. Insect Behav.*, **7**: 649 - 662.

Wenzel B, Hedwig B. 1999. Neurochemical control of cricket stridulation revealed by pharmacological microinjection into the brain [J]. *J. Exp. Biol.*, **202** (16): 2203 - 2216.

Xia K L. 1994. Fauna Sinica, Insecta Vol.4, Insect Orthoptera, Acridoidea: Pamphagidae, Chrotogonidae, Pyrgomorphidae [M]. Beijing: Science Press. 112 - 113 [夏凯龄. 1994. 中国动物志·昆虫纲，第四卷，蝗总科：癞蝗科，瘤锥蝗科，锥头蝗科. 北京：科学出版社. 112 - 113.]

Zuk M J, Rotenberry T, Simmons L W. 1998. Calling songs of field crickets (*Teleogryllus oceanicus*) with and without phonotactic parasitoid infection [J]. *Evolution*, 52 (1): 166 - 171.